Die Topographie der Mündungen der Jacobsonschen Organe des Kaninchens *(Oryctolagus cuniculus)* unter funktionellem Aspekt

Von Angela Wöhrmann-Repenning

Zoologie und Vergleichende Anatomie, Universität Kassel

Eingang des Ms. 28. 1. 1981

Abstract

The functional topography of the orifices of Jacobson's organs in the rabbit (Oryctolagus cuniculus)

Studied was the relationship between Jacobson's organs and the oral cavity in the rabbit. In Lagomorpha Jacobson's organs do not open into the nasopalatine ducts as they do in most mammals. Therefore the possibility of a communication between the organs and the oral cavity has not been considered. However, the present study demonstrates a close relationship between Jacobson's organs and the oral cavity in the rabbit. Presumably the inspired air stream, which traverses the nasal cavities, aspirates particles from the mouth through the narrow nasopalatine ducts into the nose. During this process these particles pass the orifices of Jacobson's organs and might enter them. The rostral part of the oral cavity, where the openings of the nasopalatine ducts are located, is ventilated constantly by rhythmic movements of the upper lips, which is a typical phenomen in rabbits. By this air is funneled into two lateral furrows, which communicate caudally with the oral orifices of the nasopalatine ducts. Hence it is suggested that the rhythmic movement of the upper lips in rabbits is analogous to "flehmen" in other mammals. It can be concluded that in rabbits substances approach Jacobson's organs mainly or even completely from the oral cavity.

Einleitung

Die Mündungen der Jacobsonschen Organe der meisten Mammalia stehen in enger Beziehung zu den Ductus nasopalatini (Mihalkovics 1898; Wöhrmann-Repenning 1978 u. v. a.). Unter dieser Bedingung treten die Organe bei der Reizaufnahme in enge Beziehung zur Mundhöhle. Die Lage der Öffnungen der Jacobsonschen Organe deutet sogar häufig auf einen engeren Bezug der Organe zum Cavum oris als zum Cavum nasi hin (Seydel 1899 u. a.).

Demgegenüber öffnen sich die Jacobsonschen Organe aller Vertreter der beiden Ordnungen Rodentia und Lagomorpha ohne direkt sichtbaren Bezug zu den Ductus nasopalatini ausschließlich in das Cavum nasi. Dieses Phänomen wird dementsprechend häufig in der Literatur diskutiert und eine Kommunikation der Organe mit der Mundhöhle für wenig wahrscheinlich gehalten (Kerkhoff 1924; Klein 1881 u. a.). Kürzlich konnte für die Ratte als Vertreter der Rodentia eine zwar indirekte aber eindeutige Verbindung der Mündungen der Jacobsonschen Organe zu den Ductus nasopalatini und damit zum Cavum oris nachgewiesen werden (Wöhrmann-Repenning 1980). Die Befunde machen hier deutlich, daß die Distanz zwischen den intranasalen Mündungen der Jacobsonschen Organe und denen der Ductus nasopalatini letztlich durch die mächtige Entfaltung der fugenlos zusammenstehenden Nagezähne bedingt ist.

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, die entsprechende Situation bei einem Vertreter der Lagomorpha eingehender zu untersuchen. Es ist auch hier anzunehmen, daß wie bei den Rodentia eine direkte Beziehung der Jacobsonschen Organe zur Mundhöhle durch die Existenz der Nagezähne unterbunden wird. Die Klärung der dadurch entstehenden Fragen

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4605-0273 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 46 (1981) 273–279

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

ist deshalb von besonderem Interesse, weil sich die Lagomorpha bezüglich der Anatomie der rostralen Nasen- und Gaumenanteile grundsätzlich von den Rodentia unterscheiden. Die Arbeit steht damit im Rahmen einer vergleichenden Untersuchungsreihe, in welcher bei Angehörigen verschiedener Ordnungen der Mammalia die Beziehungen der Jacobsonschen Organe zur Mundhöhle untersucht werden (Wöhrmann-Repenning 1978, 1980 1981). Bezüglich des Baues und der Funktion der Jacobsonschen Organe muß in diesem Zusammenhang auf andere Autoren verwiesen werden (Schilling 1970 u. v. a.).

Material und Methode

Zur Untersuchung wurden vier mit Bouinschem Gemisch perfundierte Kaninchen (*Oryctolagus cuniculus* [Linné, 1758]) herangezogen. Die für diese Arbeit relevanten Nasenanteile wurden bei drei Individuen an Hand von 7 µm dicken Querschnittserien untersucht, die mit Hämalaun-Eosin, Säurealizarinblau-Anilinblau-Orange G und Molybdänhämatoxylin nach Held gefärbt waren.

An der vierten Nase erfolgten makroskopische Beobachtungen.

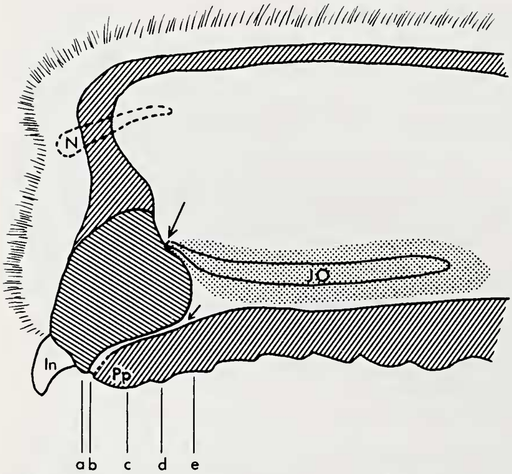


Abb. 1. Schematische Darstellung nach einem Paramedianschnitt durch die rostrale Nase des Kaninchens zur Verdeutlichung der Beziehungen zwischen dem Jacobsonschen Organ, dem Ductus nasopalatinus und der Naris. Schraffiert = Schnittflächen; punktiert = basaler Wulst des Septum nasi; kurzer Pfeil = Ductus nasopalatinus; langer Pfeil = Mündung des Jacobsonschen Organs; In = Incisivus; JO = Jacobsonsches Organ; N = Naris; Pp = Papilla palatina; a–e = Schnittebenen der in Abbildung 2 dargestellten Querschnitte

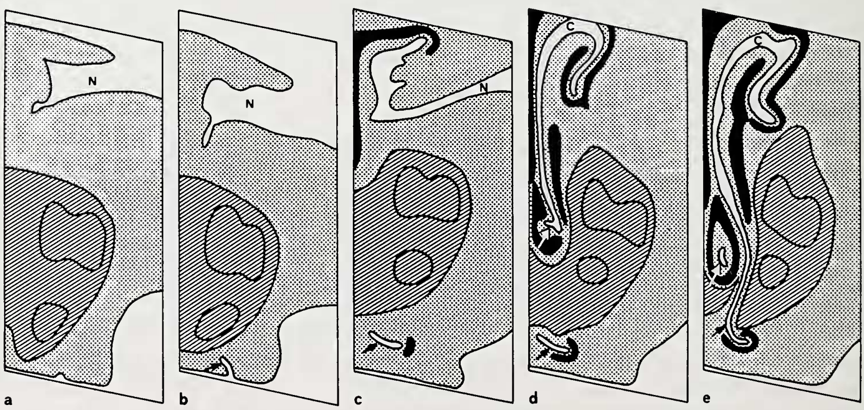


Abb. 2. Schematische Darstellung verschiedener Querschnitte durch die rostrale Nase des Kaninchens. Die genauen Schnittebenen der mit a–e bezeichneten Querschnitte sind unter der entsprechenden Kennzeichnung der Abbildung 1 zu entnehmen. Schraffiert = Praemaxillare; schwarz = Knorpel; schwarzer Pfeil = Ductus nasopalatinus; weißer Pfeil = Jacobsonsches Organ; C = Cavum nasi; N = Naris

Ergebnisse

Die Jacobsonschen Organe von *Oryctolagus cuniculus* dehnen sich im rostralen Cavum nasi beidseitig der Basis des Septum nasi über eine Länge von durchschnittlich 17 mm aus (Abb. 1). In diesem Abschnitt liegt die Septumbasis überwiegend zwischen dem bei den Lagomorpha wegen der kräftigen Incisivi äußerst mächtig entwickelten Praemaxillare (Abb. 2).

Die Jacobsonschen Organe werden wie bei der Mehrzahl der Mammalia (Kolmer 1927; Matthes 1934 u. a.) von den Paraseptalknorpeln begleitet. Dabei werden die Organe mit dem sie umgebenden gefäß- und drüsenreichen Bindegewebe rostral von einer kompletten Knorpelröhre umschlossen (Abb. 2e). Caudal hingegen besitzen die Paraseptalknorpel je einen lateralen spaltförmigen Durchbruch (Abb. 3). Die Jacobsonschen Organe sind caudal blindsackförmig geschlossen. Rostral öffnen sie sich über einen engen Spalt (Abb. 1 und 2d) in das Cavum nasi. Wie aus der Abbildung 1 weiter hervorgeht, ist der vorderste Abschnitt des Jacobsonschen Organs leicht dorsal gekrümmt.

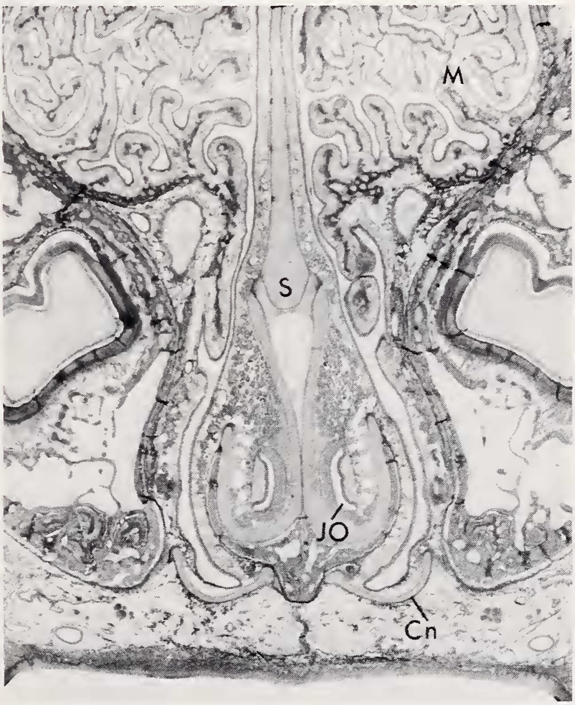


Abb. 3. Querschnitt durch die Jacobsonschen Organe und Teile der Nasenhöhlen des Kaninchens. Cn = Cartilago nasopalatina; JO = Jacobsonsches Organ; S = Septum nasi; M = Maxilloturbinale. (Säurealizarinblau-Anilinblau-Orange G, 7 µm, 14:1; Photomakroskop, Wild M 400)

An Querschnitten durch die Nase des Kaninchens wird deutlich, daß dort, wo die Mündungen der Jacobsonschen Organe liegen, die Ductus nasopalatini in großer Distanz zu ihnen unter dem Praemaxillare verlaufen (Abb. 2d). Diese Ductus kommunizieren erst caudal der Mündungen der Jacobsonschen Organe über einen engen Spalt mit dem Cavum nasi (Abb. 1 und 2e). Die parallel zur Septumbasis verlaufenden Spalten begleiten die Jacobsonschen Organe bis zu ihren caudalen Enden. Abbildung 3 zeigt deutlich, daß sich die eigentliche Nasenhöhle mit ihren umfangreichen Turbinalia – im Bild das Maxilloturbinale – über den die Jacobsonschen Organe umfassenden Wülsten befindet. Die beiden die

Septumbasis umschließenden Spalten stellen damit eine caudale Verlängerung der ebenfalls schlitzförmigen Ductus nasopalatini dar. Verdeutlicht wird dies noch durch die die Spalten und rostral die Ductus ventro-lateral umfassende rinnenförmige Cartilago nasopalatina (Abb. 2c–e und 3). Dieser Knorpel wird schon von VOIT (1909) am Primordialcranium des Kaninchens beschrieben.

Die Ductus nasopalatini laufen rostral in Form zweier längerer schmaler Rinnen parallel zum Gaumen unter dem Praemaxillare (Abb. 1, 2c und d). Sie öffnen sich erst dicht hinter den beiden kleinen zweiten Incisivi in den Sulcus papillae palatinae, der die Papilla palatina modelliert (Abb. 1, 2b, 4 und 5). LAUTENSCHLAGER (1934) verneint die Existenz einer Gaumenpapille beim Kaninchen. Dieser Irrtum dürfte darauf basieren, daß diese Papilla palatina bei vielen Vertretern der untersuchten Species auf Grund der stets sehr plastisch entwickelten Rugae palatinae optisch wenig deutlich hervortritt (Abb. 4).

Abb. 4. Rostrale Gaumenansicht des Kaninchens
In = Incisivus
Pp = Papilla palatina



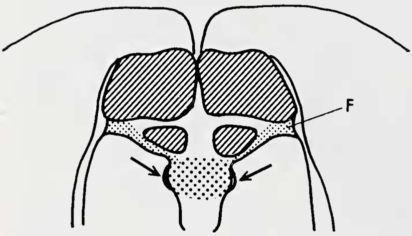


Abb. 5. Schematische Darstellung der rostralen Gaumenansicht des Kaninchens. Schraffiert = Incisivi; grob punktiert = Papilla palatina; Pfeile = orale Öffnungen der Ductus nasopalatini; F = laterale Furchen (fein punktiert)

Der Sulcus papillae palatinae erfährt rostral eine Verlängerung durch zwei grubige Vertiefungen der Gaumenschleimhaut (Abb. 2a), die neben den beiden kleinen Incisivi verlaufen. An diese beiden Furchen – in der Abbildung 5 sind sie durch eine feine Punktierung gekennzeichnet – legen sich lateral die beiden mächtigen Oberlippen an. Die beiden großen Nagezähne, die ersten Incisivi, stehen bei dem untersuchten Vertreter der Lagomorpha wie bei den Rodentia (WÖHRMANN-REPENNING 1980) als geschlossene Einheit zusammen (Abb. 5).

Geschmacksknospen an der Papilla palatina, wie sie bei anderen Mammalia und so auch bei Rodentia beobachtet wurden (KOLMER 1927b; HOFER 1977, 1979; WÖHRMANN-REPENNING 1978, 1980), ließen sich bei den untersuchten Kaninchen nicht nachweisen.

Diskussion

Bei oberflächlicher Betrachtung der Jacobsonschen Organe von *Oryctolagus cuniculus* erscheint es auf Grund der Topographie ihrer Partes rostrales zunächst unwahrscheinlich, daß das Organ vom Cavum oris her mit Reizstoffen versehen wird. Tatsächlich wird dieses auch stets für kaum denkbar gehalten (KLEIN 1881b u. a.). Wie bei den Rodentia (WÖHRMANN-REPENNING 1980) öffnen sich die Jacobsonschen Organe unabhängig von den Ductus nasopalatini ausschließlich in das Cavum nasi (Abb. 1). Während jedoch bei den

Rodentia die Ductus nasopalatini in großer Distanz caudal zu den Mündungen der Jacobsonschen Organe den Gaumen durchsetzen, öffnen diese sich bei dem untersuchten Kaninchen weit rostral hiervon in das Cavum oris (Abb. 1). Damit ist es ausgeschlossen, daß die Jacobsonschen Organe hier wie bei der Ratte über eine subseptale Furche mit den Ductus nasopalatini kommunizieren. Dennoch ist auf Grund der vorliegenden Befunde anzunehmen, daß die Jacobsonschen Organe auch beim Kaninchen teilweise, wenn nicht sogar ausschließlich über die ventrale Passage mit Reizstoffen versorgt werden.

Die Jacobsonschen Organe – obwohl streng genommen Bestandteil der Nase – verlaufen in jeder Beziehung isoliert in ihr (Abb. 3). Der eigentliche Nasenhöhlenraum befindet sich dorsal des Septumwulstes, in welchem sich die Jacobsonschen Organe erstrecken. So betrachtet, handelt es sich hierbei mit Schilling (1970) um einen völlig eigenständigen Komplex, dessen Lage nicht automatisch seine Beziehungen beinhaltet.

Jeder Atemzug, der durch die Nares in Richtung auf den Ductus nasopharyngeus gesogen wird, passiert primär, wenn nicht sogar ausschließlich, das dorsale eigentliche Cavum nasi mit seinen darin befindlichen Conchae. Eine für das Funktionieren der Jacobsonschen Organe notwendige Ventilation der Mündungsbereiche der Organe mit Frischluft ist damit fast ausgeschlossen. Die schmalen Spalten, welche um die basalen Septumwülste liegen und die dorsal mit der breiten Nasenhöhle kommunizieren (Abb. 2e und 3) liegen außerhalb des die Nase des Kaninchens passierenden Respirationsstromes. Lautenschlager (1934), der sich bereits mit dem Problem befaßt hat, zieht dennoch den – wie ich meine – Fehlschluß, daß „die schmale Rinne, die durch Zusammenschluß der beiden Nasenhöhlen gebildet wird und in die das Jacobsonsche Organ mündet, allein durch sein Gefälle schon geeignet ist, dem Organ von der Gegend der Nasenöffnung Geruchssekret zuzuführen und nach dessen Prüfung wieder nach den Ductus abzuleiten". Genau dies widerspricht nach meiner Meinung physikalischen Prinzipien. Danach dürfte durch die kapillarfeinen Ductus nasopalatini Luft nicht sinken, wie Lautenschlager meint, sondern sie müßte durch sie im Gegenteil nasad gesogen werden! Zugrunde liegt hier ein Prinzip, nach dem z. B. die Wasserstrahlpumpe funktioniert, wobei bekanntlich Ströme – in diesem Fall Luftströme – hoher Geschwindigkeit aus einmündenden Seitenkanälen Partikel mitreißen.

In diesem Zusammenhang haben sicherlich die beim Kaninchen auffallend umfangreichen Cartilagines nasopalatinae, die rostral die Ductus nasopalatini begleiten und caudoventral die ausgedehnten Foramina incisiva verschließen, eine gewisse Bedeutung. Dadurch wird erreicht, daß diese Partien und in besonderem Umfang die Ductus nasopalatini unter einem Luftsog nicht kollabieren können.

Unter Berücksichtigung der oben beschriebenen Strömungsmechanismen ist es nicht mehr schwierig, sich vorzustellen, daß die Jacobsonschen Organe an diesem von der Mundhöhle kommenden Luftstrom partizipieren. Die Organe selbst bilden wiederum durch die sie begleitenden Schwellgefäße einen Pumpapparat, der Reizstoffe einsaugen kann (Broman 1920; Kerkhoff 1924 u. a.).

Die Frage nach der Ventilation der oralen Gaumenpartie läßt sich auch an Hand der vorliegenden Befunde beantworten. Bei anderen Säugern erfolgt dies im einfachsten Fall wie z. B. bei *Tupaia glis* (Wöhrmann-Repenning 1978) über die sich ventral zwischen die Incisivi fortsetzende Furche, die rostral das Rhinarium spaltet. Die Rodentia haben unter Umgehung der Nagezähne ein kompliziertes, bis zur Papilla palatina reichendes Furchensystem ausgebildet (Wöhrmann-Repenning 1980). Bei den Lagomorpha, deren Nagezähne auch fugenlos zusammenstehen, ist wegen der rostralen Lage der Papilla palatina ein vergleichbares System nicht möglich. Tatsächlich teilen sich hier die Oberlippen bereits oberhalb der Nagezähne (Abb. 6) und begrenzen dann den Gaumen ventro-lateral. Hier nun führen diese Oberlippen bei Kaninchen – ein allgemein bekanntes Phänomen – häufig rhythmische Bewegungen aus. Schon Knappe (1964) vermutete hier eine dem Flehmen anderer Säuger vergleichbare Funktion, ohne dies jedoch weiter auszuführen. Die Bewe-

gung des Flehmens saugt Luft über die mediale Furche, die das Rhinarium spaltet, in den Sulcus papillae palatinae und damit in den Bereich der Mündungen der Ductus nasopalatini. Hier wird ein Bezug zum Jacobsonschen Organ vermutet (Bailey 1978; Estes 1972 u. a.). Da ein derartiges Flehmen bei den Lagomorpha aus anatomischen Gründen nicht möglich ist, vermute ich, daß der Oberlippenbewegung eine analoge Funktion zukommt, besonders deshalb, weil mit dieser Art der Ventilation ständig Frischluft in die lateralen Gruben (Abb. 5) gedrückt wird. Diese Gruben wiederum kommunizieren, wie beschrieben, direkt mit dem Sulcus papillae palatinae. Diese Vermutung bedarf jedoch zu ihrer

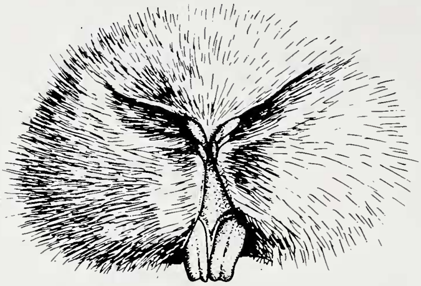


Abb. 6. Frontalansicht der Nase des Kaninchens

endgültigen Klärung einer weiteren eingehenden Untersuchung. Dies nicht zuletzt auch deshalb, weil die rhythmische Oberlippenbewegung des Kaninchens ungleich häufiger stattfindet als das Flehmen anderer Säuger. Dennoch meine ich aus diesen und den anderen Befunden schließen zu können, das *O. cuniculus* seine Jacobsonschen Organe primär über die orale Passage mit Reizstoffen versorgt.

Zusammenfassung

Die Jacobsonschen Organe der Lagomorpha öffnen sich nicht wie bei den meisten Mammalia in die Ductus nasopalatini. Ihre Mündungen liegen in größerer Distanz zu diesen im rostralen Cavum nasi. Daher wurde bislang bei den Lagomorpha eine Reizaufnahme der Jacobsonschen Organe über das Cavum oris für wenig wahrscheinlich gehalten.

Nach den Befunden der vorliegenden Untersuchung kann jedoch unter funktionsanalytischen Gesichtspunkten eine Beziehung der Jacobsonschen Organe des Kaninchens zu den Ductus nasopalatini und damit zum Cavum oris als sicher angenommen werden. Danach werden Substanzen nach dem gleichen Prinzip wie bei der Wasserstrahlpumpe vom Respirationsstrom, der die Nasenhöhle rasch dorsal durchzieht, durch die englumigen Ductus nasopalatini von oral angesogen. Diese eingesogenen Partikel passieren so auch die Öffnungen der Jacobsonschen Organe und können von ihnen aktiv aufgenommen werden.

Die rhythmischen Oberlippenbewegungen des Kaninchens wiederum sorgen für eine ständige Ventilation der Pars oralis das Cavum oris. Dabei legen sich die Oberlippen an zwei laterale Gruben, die mit dem Sulcus papillae palatinae verbunden sind, in den wiederum die Ductus nasopalatini münden. Die Oberlippenbewegung dürfte damit ein dem Flehmen anderer Mammalia analoger Mechanismus sein. Nach diesen Befunden darf man annehmen, daß Kaninchen die Reizstoffe, welche für die Jacobsonschen Organe bestimmt sind, primär über die orale Passage aufnehmen.

Literatur

Bailey, K. (1978): Flehmen in the Ring-tailed Lemur *(Lemur catta)*. Behaviour **65**, 309–319.

Broman, I. (1920): Das Organon vomero-nasale Jacobsoni – ein Wassergeruchsorgan! Anat. H. **58**, 137–191.

Estes, R. D. (1972): The role of the vomeronasal organ in mammalian reproduction. Mammalia **36**, 315–341.

Hofer, H. O. (1977): The anatomical relations of the ductus vomeronasalis and the occurence of taste buds in the papilla palatina of *Nycticebus coucang* (Primates, Prosimiae) with remarks on strepsirrhinism. Gegenbaurs morph. Jb. **123**, 836–856.

— (1980): Further Observations on the Occurence of Taste Buds in the Papilla palatina of Primates. Gegenbaurs morph. Jb. **126**, 110–117.

Kerkhoff, W. (1924): Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Funktion des Jacobsonschen Organs. Z. Mikrosk.-anat. Forsch. **1**, 621–638.

Klein, E. (1881): Further Contribution to the Minute Anatomy of the Organ of Jacobson in the Guinea-Pig. Quart. J. Micro. Sci. **21**, 219–230.

— (1881b): The Organ of Jacobson in the Rabbit. Quart. J. Micro. Sci. **21**, 549–570.

Knappe, H. (1964): Zur Funktion des Jacobsonschen Organs. Zool. Garten **28**, 188–194.

Kolmer, W. (1927): Das Geruchsorgan. In: v. Möllendorff, Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen. **3** I. Berlin: Springer-Verlag. 192–249.

— (1927b): Über das Vorkommen von Geschmacksknospen im Ductus nasopalatinus der Ratte. Anat. Anz. **63**, 248–251.

Lautenschlager, F. (1934): Über das Jacobsonsche Organ von Wassernagern und Landnagern. Zool. Anz. **107**, 285–294.

Matthes, E. (1934): Geruchsorgan. In: Bolk, L.; E. Göppert; E. Kallius; W. Lubosch; Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. **2**, 2. Berlin, Wien: Verlag Urban und Schwarzenberg. 879–948.

Mihalcovics, V. v. (1898): Nasenhöhle und Jacobsonsches Organ. Anat. H. **11**, 3–107.

Seydel, O. (1899): Über Entwicklungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Munddache von *Echidna*. Denkschr. med. nat. Ges. Jena **6**, 445–532.

Voit, M. (1909): Das Primordialcranium des Kaninchens. Anat. H. **38**, 427–616.

Schilling, A. (1970): L'organe de Jacobson du Lémurien malgache *Microcebus murinus* (Miller 1777). Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris **61**, 203–280.

Wöhrmann-Repenning, A. (1978): Geschmacksknospen an der Papilla palatina von *Tupaia glis* (Diard 1820), ihr Vorkommen und ihre Beziehungen zum Jacobsonschen Organ. Gegenbaurs morph. Jb. **124**, 375–384.

— (1980): The Relationship between Jacobson's Organ and the Oral Cavity in a Rodent. Zool. Anz. **204**, 391–399.

— (1981): Zur embryonalen und frühen postnatalen Entwicklung des Jacobsonschen Organs in Beziehung zum Ductus nasopalatinus bei der Ratte. Zool. Anz. **206**, 203–214.

Anschrift der Verfasserin: Dr. Angela Wöhrmann-Repenning, Zoologie und Vergleichende Anatomie, Universität Kassel, Heinrich-Plett-Str. 40, D-3500 Kassel